

DÉMYSTIFIER

LES FOURCHES :

VICES ET VERTUS DES FOURCHES EN ARBORICULTURE*

Christophe Drénou¹, David Restrepo² et Duncan Slater³
Traduit de l'anglais par Olivier Dambizat & Philippe Trouillet⁴

Résumé

Considérer toutes les fourches comme des défauts structurels, fragiles par nature, sans porter attention à leur nature spécifique, est révélateur d'un profond manque de compréhension du développement de l'arbre. Combien de fourches sont-elles vues comme un danger dans la structure d'un arbre alors qu'il n'en est rien ? Ce n'est que récemment que des approches interdisciplinaires, comprenant architecture de l'arbre, bio-mécanique ou mécano-biologie, ont permis à l'arboriculture d'envisager ce sujet d'un œil nouveau. Le but de cet article est d'éclairer la vision que nous avons des fourches, souvent fautive par manque de rigueur scientifique. Nous approfondissons la nature architecturale et anatomique de cette structure morphologique en fonction de facteurs endogènes ou exogènes, sa formation et sa fonction chez la plupart des feuillus ainsi que chez certains conifères.

Questions et défis

Dans un arbre, le terme de « fourche » est utilisé à chaque fois qu'un axe donne naissance à deux ou plusieurs axes de diamètres approximativement équivalents et formant entre eux des angles aigus.

Depuis un certain temps, les fourches sont considérées comme des défauts structurels dans de nombreux textes sur l'arboriculture. Par exemple, le célèbre guide d'évaluation des risques liés aux arbres de Matheny and Clark, 1994, indique que « par définition, les axes co-dominants sont un défaut

structurel » (p.9)^[1]. Cette idée sort tout droit de l'industrie forestière. Dans la production commerciale de bois, l'objectif du forestier est d'obtenir un tronc aussi haut et présentant un fil aussi droit que possible. Le meilleur moyen d'y parvenir est de tailler et d'éliminer régulièrement les branches latérales, avant que leur cône d'insertion ne devienne trop épais et ne forme un nœud susceptible de compromettre la résistance et la solidité du bois produit. Lorsque le tronc bifurque, les besoins du forestier sont subitement contrariés, l'exploitation du tronc ne pourra pas aller plus haut s'il veut obtenir du bois de bonne qualité. Ainsi, les forestiers considèrent toutes les fourches

comme des défauts structurels en termes de production de bois.

Cette idée a malheureusement été adoptée dans la formation arboricole ; pourtant, il n'y a aucune raison logique à cela puisque notre objectif en arboriculture ornementale n'est pas de produire du bois à des fins commerciales mais d'implanter des arbres dans un contexte urbain.

Parallèlement à cela, de nombreux textes sur l'arboriculture considèrent toutes les fourches comme des structures intrinsèquement fragiles, quelle que soit leur nature spécifique. Le guide susmentionné explique que « les axes co-dominants sont intrinsèquement fragiles parce que les axes ont

* Article original : Drénou C, Restrepo D, Slater D (2020) *Demystifying Tree Forks: Vices and Virtues of Forks in Arboriculture*. J Bot Res 3(1):100-113

1. Centre National de la Propriété Forestière (CNPF), Institut pour le développement forestier (IDF), France

2. Service de l'arbre et des bois de la Ville de Paris, France

3. Greenspace department, Myerscough College, England

4. Bureau d'études Ceiba, France

un diamètre similaire »^[1]. Considérer toutes les fourches comme intrinsèquement fragiles, en se basant uniquement sur le rapport entre les axes, n'est fondé sur aucune étude scientifique probante ou approfondie.

Lorsque nous observons un arbre mature qui se développe grâce à une stratégie de réitération et qui a établi une fourche maîtresse résistante, solide et stable à la suite d'une métamorphose architecturale longue et progressive, nous constatons que toutes les fourches ne sont pas des structures fragiles. Certaines fourches, en particulier les fourches maîtresses, sont en effet si résistantes, solides et stables qu'elles peuvent constituer la structure la plus fiable de l'arbre, capable de supporter l'ensemble du houppier et ses oscillations induites par le vent.

Approche terminologique des fourches

En arboriculture, les fourches sont également appelées « axes co-dominants » depuis le début des années 1970, formule aujourd'hui bien établie. L'expression remonte, dans la littérature forestière, au XIX^e siècle, dans les traductions anglaises du système de classification des houppiers de Gustav Kraft, publié en allemand en 1884. Cette typologie est basée sur le statut social d'un arbre dans un peuplement forestier, en tenant compte de sa hauteur, de l'étendue de son houppier, de sa symétrie et de sa vigueur. Selon Kraft, les arbres forestiers sont prédominants, dominants ou co-dominants. L'un des principaux ouvrages à avoir introduit le système de classification de Kraft est *The Principles of Forest Yield Study*, écrit par Ernst Assmann et traduit de l'allemand en anglais en 1970. Dans ce livre, l'expression « tiges dominantes » était utilisée pour désigner les arbres dominants dans un peuplement forestier. Dans *Trees - Structure and Function*, écrit par Martin H. Zimmermann et Claud L. Brown en 1971, le terme « co-dominant », faisant référence à une fourche, apparaît, une et une seule fois ; cette unique référence se trouve y être associée à l'élagage dans une illustration, ce qui aura une influence majeure sur la littérature arboricole moderne^[2-4].

Voici l'extrait de Zimmermann & Brown, 1971 : « Deux branches latérales co-dominantes poussant vers le haut à angle aigu ont tendance à exercer un effet épinastique mutuel l'une sur l'autre. Si l'une d'elles est supprimée par élagage, la branche restante viendra occuper la position verticale », p.138. Pour Brown, « l'effet épinastique mutuel » est la dominance exercée sur les branches latérales par l'apex. Dans ce contexte, cela signifie qu'il y a compétition pour la dominance apicale. L'expression « axes co-dominants » implique une relation, elle décrit une situation qui se produit au-dessus de la fourche, pas la fourche elle-même. Elle sous-entend que les axes sont en concurrence pour la dominance apicale.

L'expression « axes co-dominants » ne concerne donc pas la fourche en tant que structure, mais se rapporte à une relation entre les axes. Cependant, toutes les fourches ne sont

pas constituées d'axes s'élevant pour se disputer cette dominance apicale. Les fourches ne sont pas toutes les mêmes. Dans la recherche sur l'architecture des arbres, les fourches sont classées en quatre types différents, physiologiquement et morphologiquement distincts. En fait, un seul type de fourche peut être considéré comme ayant des axes équivalents co-dominants en concurrence pour la dominance apicale : les fourches accidentelles (discutées plus loin)^[4].

Approche anatomique des fourches

Alors, comment les arboristes en sont-ils venus à considérer toutes les fourches comme des structures intrinsèquement fragiles, quelle que soit leur nature spécifique ?

La notion de « fragilité » d'une fourche a très probablement été extrapolée du concept de « faible dominance apicale »^[5-8] combiné à l'hypothèse d'Alex Shigo selon laquelle l'insertion d'une fourche, d'un point de vue anatomique, est différente de celle d'une branche^[9].

Les expressions « faible dominance apicale » et, par analogie, « forte dominance apicale », sont associées, dans de nombreux textes sur l'arboriculture, à des jonctions respectivement fragiles et résistantes. En vérité, la dominance apicale sert à désigner - le long d'une tige - l'inhibition par le bourgeon terminal de la croissance des bourgeons situés en-dessous de lui. Elle n'a rien à voir avec la robustesse structurelle, la solidité ou la résistance mécanique d'un axe. Le guide de certification des arboristes ISA^[10] définit les fourches ainsi : « Axes co-dominants : axes fourchus ayant approximativement le même diamètre, issus d'une jonction commune et dépourvus d'une insertion normale de branche »^[10]. La formule « dépourvus d'une insertion normale de branche » implique l'anormalité. Cela renvoie à l'héritage que

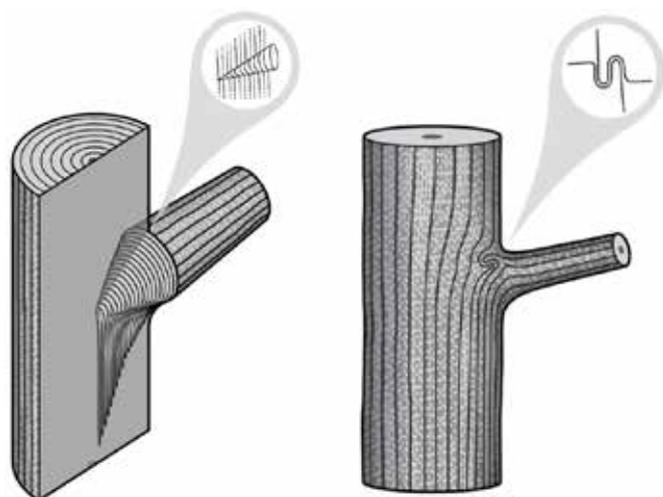


Figure 1 : (à gauche) Représentation schématique de l'attache d'une branche au tronc avec un cône d'insertion classique ; (à droite) Représentation schématique des fibres entrelacées au niveau de l'attache d'une branche ; ces deux représentations sont basées sur le modèle anatomique de Slater et al.^[10]. Illustration reproduite avec l'aimable autorisation de Duncan Slater^[47].

l'article de Shigo de 1985 a laissé à l'arboriculture lorsqu'il a expliqué « Comment les branches sont attachées au tronc »^[11]. Malheureusement, cet article de référence néglige les fourches en tant que structures morphologiques ainsi que les propriétés mécaniques du bois spécialisé (bois axillaire) qui se trouve sous la ride d'écorce. Il se focalise sur la notion d'attache robuste basée sur l'hypothèse des cols entrelacés. Selon Shigo, la branche fabrique ses cernes annuels au printemps et le tronc produit les siens en été, ce qui entraîne la formation de cols entrelacés. Cette activité cambiale asynchrone a été considérée comme typique des arbres au bois à pores diffus^[8-12]. Mais l'hypothèse de Shigo présente de nombreuses incohérences. La plus évidente étant que chez les espèces au bois à zones poreuses, l'activité cambiale se produit simultanément^[8-12].

La supposition de Shigo a rarement été examinée scientifiquement, à l'exception des recherches de Dan Neely dans les années 1990 et de celles de Duncan Slater à partir de 2010^[13-15]. Neely a injecté à différentes espèces d'arbres un colorant hydrosoluble, le violet de méthyle, à la jonction branche-tronc. Il conclut que « si Shigo avait raison, le colorant injecté en fin de saison resterait dans le tronc », ce qui n'est pas le cas^[13]. Par ailleurs, si l'ancien modèle d'attache des branches était valable, la direction des fibres du bois devrait changer d'orientation à l'intérieur de chaque cerne annuel au point d'attache, c'est-à-dire au niveau de chacun des cols entrelacés. Or, aucune observation de cette nature n'a été constatée par radiographie d'échantillons de bois^[9].

D'autres problèmes subsistent dans l'hypothèse de Shigo. Si l'entrelacement des cols est dû à une croissance rythmique, pourquoi les inclusions d'écorce se forment-elles sans discontinuité sur la face supérieure de l'insertion ? Lorsqu'une insertion est fendue par sa face inférieure, pourquoi le dessin des fibres du bois va-t-il directement du tronc à la base de la branche (il n'y a aucun signe de « cols de tronc ») ? Le type d'échec le plus courant d'une insertion est sa fissuration en face supérieure sous l'effet de la tension ou d'un mélange de tension et de torsion. C'est en effet sur la face supérieure que les sollicitations mécaniques sont les plus fortes. Pourtant, dans le modèle « col sur col », il ne ressort pas que la face supérieure de l'insertion soit davantage renforcée que les côtés, ce qui est illogique. Quels sont les tissus qui subissent la contrainte la plus forte sur le dessus des insertions ? Si l'on développe l'hypothèse des cols entrelacés, rien n'explique la présence systématique de tissus denses sous la ride de l'écorce de la plupart des insertions.

De récentes recherches ont mis en lumière un aspect important de la biomécanique des enfourchements et des insertions, en mettant en évidence l'existence d'une fibre de bois tortueuse et imbriquée en leur cœur, appelée « bois axillaire », qui s'oppose à leur rupture. Le bois axillaire est un type de bois de réaction formé sous la ride de l'écorce et induit par des stimuli mécaniques (thigmomorphogenèse). Malgré la grande diversité des types de jonctions entre les axes d'un arbre, des similitudes anatomiques se reconnaissent (figure 1, figure 2, figure 3,

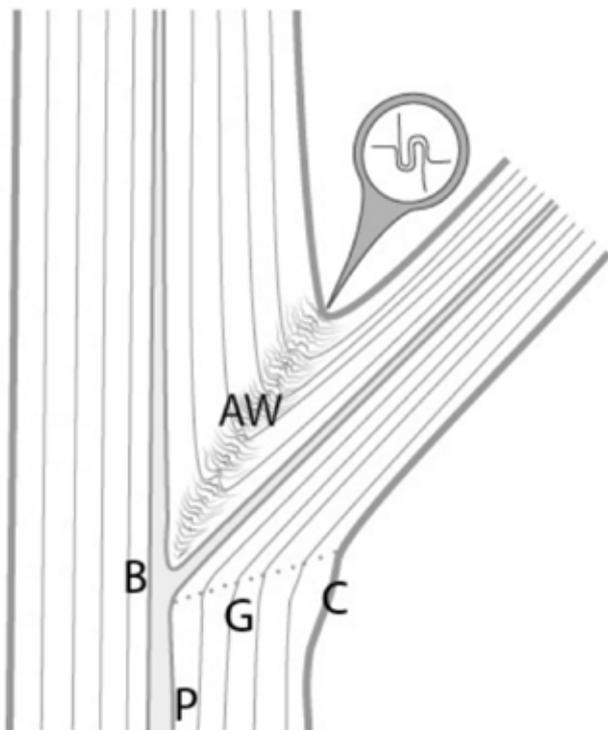


Figure 2 : Principaux éléments anatomiques assurant la tenue mécanique d'une jonction branche-tronc. P = Moelle ; B = bifurcation de la moelle ; AW = bois axillaire ; C = col de la branche ; G = zone de déviation du sens des fibres, certaines se prolongeant dans la branche, d'autres la contournant pour alimenter l'axe situé au-dessus de l'insertion^[52].



Figure 3 : Bois axillaire visible à l'insertion d'une branche fendue de hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.).

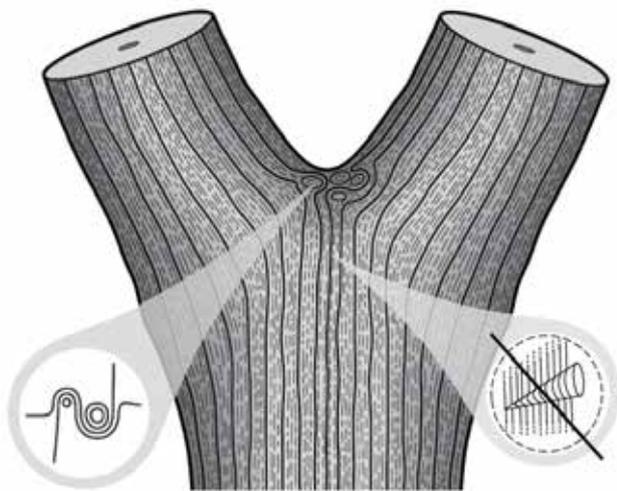


Figure 4 : Représentation schématique de l'entrelacement dense des fibres dans une fourche maîtresse, basée sur le modèle anatomique de Slater et al. [8], avec un encart (à l'extrême gauche) illustrant un agencement basique d'entrelacement de fibres dans le plan x-y, et un encart (à l'extrême droite) montrant l'absence de fibres dans le plan x-y, et un cône d'insertion classique.

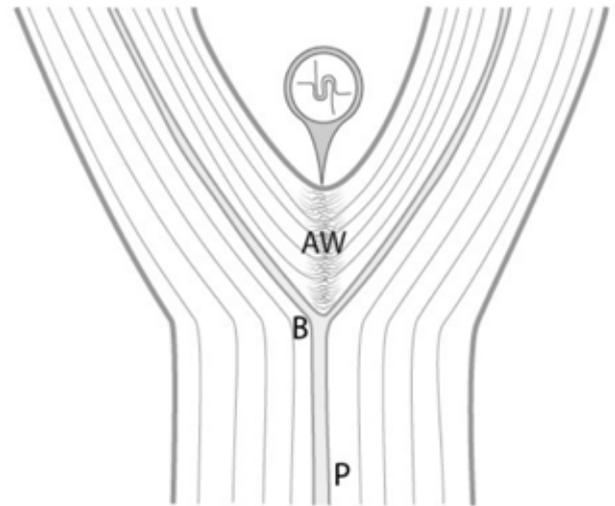


Figure 5 : Principaux éléments anatomiques assurant la tenue mécanique d'une fourche maîtresse. P = Moelle ; B = bifurcation de la moelle ; AW = bois axillaire

figure 4 et figure 5). Ainsi, une caractéristique essentielle de la plupart des enfourchements et des insertions est un bois dense présentant des structures de fibres entremêlées formées sous la ride, laquelle est généralement constituée d'un bois beaucoup plus dense et est typiquement plus développée lorsque les deux axes joints sont d'un diamètre équivalent.

Approche architecturale des fourches

Quelle sont les fonctions d'une fourche dans un arbre ? Si nous envisageons la nature des fourches à travers leur fonction, nous observons quatre situations architecturales distinctes [16-18] : 1) Les fourches maîtresses sont en charge de la construction du houppier chez les arbres se développant par stratégie de réitération ; 2) Chez certaines espèces, les fourches récurrentes apportent une grande plasticité architecturale aux jeunes arbres afin de s'adapter aux aléas environnementaux ; 3) Lorsque les conditions de croissance sont défavorables, et notamment lorsque la lumière est insuffisante, les fourches d'attente permettent d'augmenter la surface de photosynthèse ; et 4) Enfin, les fourches accidentelles remplacent les axes traumatisés en s'y substituant. Ces fourches peuvent être endogènes (fourches maîtresses et fourches récurrentes) ou induites par des facteurs exogènes (fourches accidentelles et fourches d'attente). Elles peuvent avoir un caractère permanent (fourches maîtresses et nombreuses fourches accidentelles) ou transitoire (fourches récurrentes et fourches d'attente en lien avec les fluctuations environnementales).

Les fourches maîtresses

Il est nécessaire de faire une distinction claire entre une fourche sur un jeune arbre, où l'élagage naturel a à peine débuté, et une première fourche maîtresse résistante, solide et stable, destinée à porter les principales branches maîtresses d'un arbre adulte. Cette première fourche maîtresse marque la fin de l'allongement du tronc, elle est le résultat d'une métamorphose architecturale lente et progressive^(I) [19-21]. Au cours de la croissance en hauteur d'un jeune arbre, les branches supérieures successives se redressent de plus en plus et finissent par acquérir une morphologie de tronc (phénomène de réitération par dédifférenciation), ce qui entraîne la formation d'une première fourche (figure 6). Chez *Populus spp*, un arbre à croissance monopodiale^(II), les branches les plus hautes finissent par remplacer le tronc après la mort du méristème apical. *Prunus avium*, également à croissance monopodiale, établit une fourche maîtresse, mais sans mort préalable du méristème apical ; le tronc continue sa croissance après l'émergence des branches maîtresses. Chez *Juglans regia*, en l'absence de traumatisme, une fourche maîtresse est généralement établie après la floraison terminale du tronc^[22].

L'émergence de la première fourche maîtresse est liée à une transition entre stades de développement, c'est le passage du stade jeune (unité architecturale) au stade adulte (phase réitérative chez les arbres se développant par stratégie de réitération). Elle est généralement précédée par une vague

(I) La métamorphose architecturale fait référence à un changement progressif du fonctionnement des méristèmes apicaux.

(II) Monopodial se réfère à la croissance d'un axe assurée par l'unique bourgeon terminal. Le bourgeon terminal régit l'allongement de l'axe.

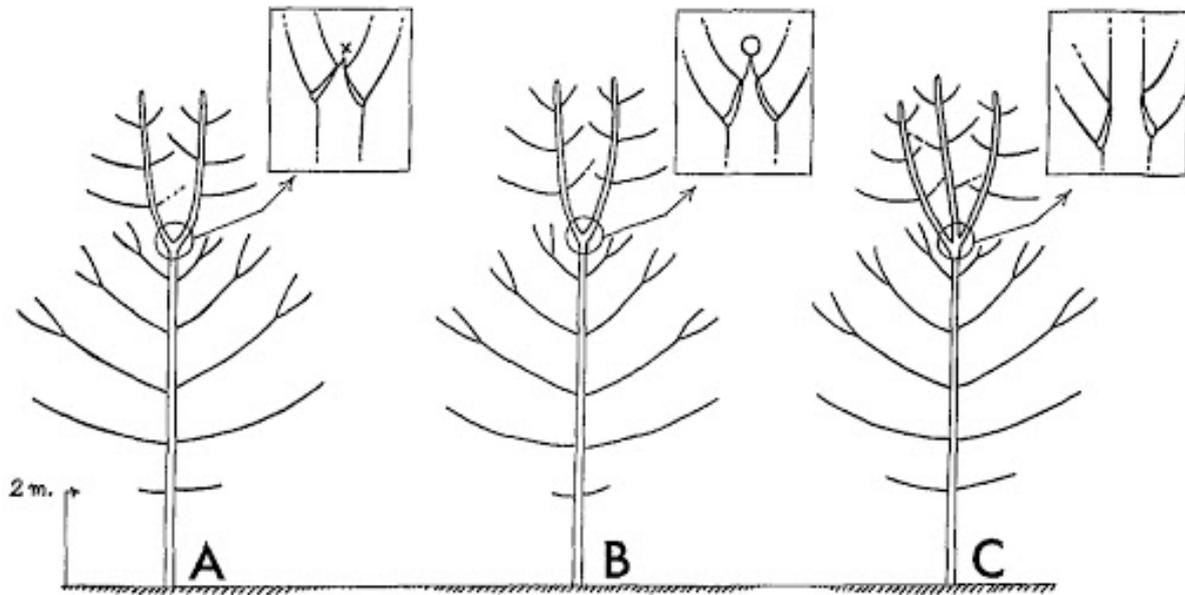


Figure 6 : L'apparition d'une fourche maîtresse est le résultat d'une métamorphose architecturale lente et progressive. Notez les fourches, à l'extrémité des branches latérales, qui apparaissent de plus en plus près du tronc jusqu'à la formation d'une fourche maîtresse. Lorsqu'elle est en place, le tronc voit mourir son apex, comme chez *Populus nigra* (A) ; l'apex se transforme en fleur, comme chez *Juglans regia* (B) ; ou l'apex perd sa dominance apicale, comme chez *Prunus avium* (C).

de fourches apparaissant sur les branches latérales. Ces fourches latérales sont de plus en plus proches du tronc, des branches basses vers le sommet, et finissent par annoncer la fourche maîtresse prenant naissance directement sur le tronc. Ainsi, sur le terrain, l'observation des branches est un moyen de repérer à l'avance la première fourche maîtresse de l'arbre en amont de son développement. La hauteur de cette dernière varie considérablement, notamment en fonction de l'exposition à la lumière (en pleine lumière, une fourche maîtresse apparaît très près du sol), de la concurrence entre les arbres (fourche plus élevée dans un environnement boisé dense) et des espèces (les espèces pionnières, telles que *Alnus spp.*, *Betula spp.* et *Populus spp.* peuvent établir une fourche élevée même dans un environnement ouvert). Dans les villes, les parcs ou le long des routes, les arbres présentent souvent un long tronc, même s'ils poussent dans un environnement ouvert. Cet aspect d'arbre forestier est artificiel, et résulte de la suppression régulière des branches basses, dès le plus jeune âge, pour laisser un passage suffisamment haut pour les véhicules. Cet effet de forêt dense, simulé grâce à l'élagage, contraint souvent les arbres à établir une première fourche maîtresse beaucoup plus haute.

Le houppier d'un feuillu se développant par stratégie de réitération possède une série de fourches maîtresses le long de ses principales branches maîtresses. Celles-ci sont le résultat de réitérations successives de l'unité architecturale initiale (le jeune arbre). Chaque fourche maîtresse marque le passage d'une réitération à la suivante, en vagues successives qui constituent des marqueurs du développement. Sans réitération, le houppier de l'arbre n'est pas encore formé, l'arbre reste jeune. La croissance annuelle en hauteur augmente tout au long de la phase de

jeunesse et atteint (en forêt) son allongement maximal juste avant la formation de la première fourche maîtresse. Lorsqu'on compte 1 à 4 vagues successives de réitérations, les branches maîtresses explorent l'espace, l'arbre est adulte. Pendant la phase adulte, la croissance annuelle diminue en hauteur alors qu'elle augmente en diamètre. Entre 5 à 10 vagues successives de réitérations, le houppier atteint son amplitude maximale, l'arbre est mature. La croissance annuelle en diamètre ainsi que la surface foliaire sont alors maximales. Au-delà de 10, l'arbre entre dans sa phase de sénescence. De manière surprenante, ces seuils varient peu d'une espèce à l'autre ^[23,24].

Les fourches maîtresses se rencontrent également parmi les conifères, chez les espèces construisant leur houppier par réitération (entre autres : *Ginkgo biloba*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinea* & *Taxus baccata*). D'autres espèces, se développant par gigantisme (c'est-à-dire sans réitération de l'unité architecturale initiale), ne forment pas de fourche maîtresse (entre autres : *Araucaria spp.*, *Picea spp.*, *Pseudotsuga spp.* & *Sequoia sempervirens*). Certains conifères, qui adoptent une stratégie de gigantisme, modifient leur architecture en achevant leur phase d'allongement. Quelques un produisent des séries de fourches très rapprochées à leur sommet (entre autres : les *Abies spp.*) ^[25] ; d'autres forment une « table » par inclinaison terminale du tronc (entre autres : les *Pinus nigra v. laricio*, *P. sylvestris* & *P. uncinata*).

Les fourches récurrentes

De nombreuses espèces sont entièrement structurées à partir d'axes plagiotropes (orientation de croissance horizontale et symétrie bilatérale) dont seule la partie basale est plus ou moins verticale. Chaque module s'insère dans la zone

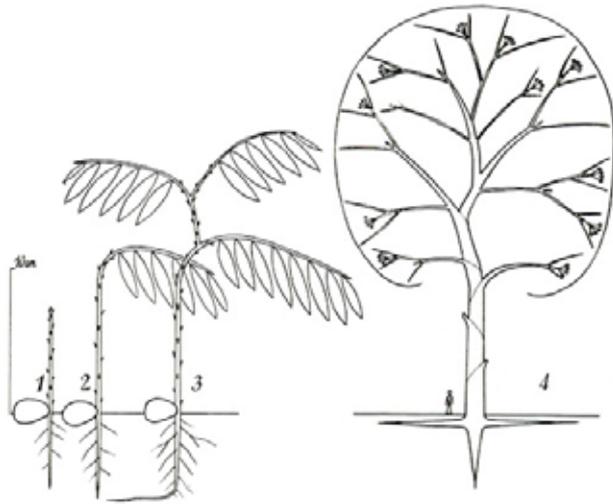


Figure 7 : Fourches récurrentes résultant de la superposition d'axes plagiotropes courbés. 1. Germination ; 2. Première différenciation plagiotrope ; 3. Modules successifs superposés ; 4. Arbre adulte (*Parinari excelsa* Sabine). Modèle architectural de Troll - Illustration tirée de Hallé et Oldeman, [53,54].

incurvée du précédent et forme avec lui une fourche récurrente. Seule la base verticale de l'axe est permanente et participe à la formation du tronc, tandis que la partie horizontale joue le rôle de branche. Ce mode de développement est caractéristique du modèle architectural de Troll. Fréquent, tant en milieu tropical que tempéré, il est particulièrement répandu dans la famille des *Fabaceae* (*Leguminosae*) (entre autres : *Cercis siliquastrum*, *Gleditsia triacanthos*, *Robinia pseudoacacia*) [26] et celle des *Ulmaceae* (entre autres : *Celtis spp.*, *Ulmus spp.*, *Zelkova serrata*) (Figure 7). Chez certaines espèces ne relevant pas du modèle de Troll (entre autres : *Quercus robur*, *Quercus petraea*, *Quercus pubescens*), le tronc est également structuré via une série de fourches récurrentes endogènes. En raison de l'effet combiné de la croissance sympodiale⁽ⁱⁱ⁾ et de la faible dominance apicale, la perte du bourgeon terminal est annuelle et, à chaque fois, plusieurs axes latéraux obliques se développent pour former une fourche récurrente dont les axes explorent l'espace. Ces fourches récurrentes sont le plus souvent résorbées dans les deux à trois ans qui suivent leur apparition. L'un des axes acquiert la dominance sur le (ou les) autre(s), se redresse, et prend le relais de la construction du tronc. Les fourches récurrentes permettent une grande plasticité architecturale aux jeunes arbres, qui peuvent, selon les aléas rencontrés, se déformer pour rechercher la lumière, contourner un obstacle, sacrifier partiellement un axe et passer le relais en dessous. La récurrence des fourches, dans la mesure où celles-ci se résorberont avec le temps, donnera un tronc qui, bien qu'initialement tortueux, pourra dans de nombreux cas devenir parfaitement droit au fil de sa croissance.

(ii) La croissance sympodiale d'un axe implique la chute ou la transformation de l'apex (en fleur, vrille, épine, etc.) et un relais de croissance assuré par un ou plusieurs bourgeons axillaires.

Les fourches d'attente

Dans un environnement forestier, il n'est pas inhabituel de rencontrer de jeunes arbres fourchus (jusqu'à environ 6 mètres de hauteur) prendre un aspect buissonnant ou former une « table ». Ces arbres poussent généralement dans des conditions de lumière défavorables, notamment dans les forêts denses, et « attendent » que leur environnement s'améliore.

Par exemple, chez *Castanea sativa*, dans un environnement optimal, l'axe issu de la graine construit dès le départ un tronc avec des branches bien différenciées. En revanche, lorsque la luminosité est faible, le jeune arbre forme une série de fourches affaissées sans dominance apicale. Il reste en attente en attendant de retrouver suffisamment de vigueur, et se rabat sur ses bourgeons latents, ou, plus rarement, sur ses pousses annuelles, puis reprend son développement. Parfois, lorsque les ressources lumineuses sont insuffisantes, les nouvelles pousses établies « retombent », après quelques années, dans un système secondaire de fourches d'attente. Certains individus peuvent rester désespérément « coincés » dans une telle boucle.

Lorsque la lumière est trop faible, *Fagus sylvatica* se développe également d'une manière particulière. L'arbre est fin, droit, ne porte pratiquement pas de branches et présente un petit houppier aplati, provenant de la partie terminale courbe du tronc et du dernier axe latéral formé. Comme chez *Castanea sativa*, cette fourche d'attente peut se résorber chez *Fagus sylvatica* si les conditions lumineuses s'améliorent, en passant d'une forêt dense à une forêt éclaircie, par exemple [16].

Aucun des exemples précédents n'est un cas isolé. De nombreuses espèces, comme *Quercus ilex*, *Quercus petraea*, *Quercus robur* et même des conifères, tels que *Cedrus spp.* et *Pinus spp.* peuvent produire des fourches d'attente [27].

Les fourches accidentelles

Au cours du développement d'un arbre, divers accidents peuvent endommager l'extrémité du tronc : rongeurs, cervidés, oiseaux, insectes, perturbations climatiques (gel, vent, sécheresse), interventions humaines (taille, casse lors du transport), etc. L'arbre tente alors de rétablir la partie manquante, mais ce processus n'est pas toujours immédiat ni optimal. Deux types de réaction peuvent être observés : le redressement des branches latérales près de l'extrémité endommagée du tronc, ou la formation, à partir de bourgeons latents, d'un ou plusieurs axes suppléants avec une orientation de croissance verticale. Dans les deux cas, le tronc présentera une déviation en « baïonnette », si un seul axe prend le relais, ou une fourche, si deux axes ont un développement équivalent.

La possibilité pour que l'une des branches, en se redressant et en devenant dominante, fasse disparaître la fourche, dépend de plusieurs facteurs :

• L'ampleur de l'accident

Sur un jeune arbre vigoureux par exemple, plus le traumatisme est important, plus la réaction est forte, donc plus le nombre de suppléants est élevé et plus la probabilité

pour qu'une fourche accidentelle s'installe durablement est grande.

• **Le stade de développement et l'état physiologique**

Lorsqu'un traumatisme intervient sur un sujet âgé, il arrive fréquemment que trois ou quatre axes prennent le relais pour prolonger le tronc, mais aucun n'a la possibilité de réellement dominer les autres. Cela se produit fréquemment avec *Cedrus spp.*, *Pinus nigra v. laricio*, *Pinus pinaster* et *Pseudotsuga menziesii*. De même, les fourches accidentelles formées sur des arbres dépérissants auront tendance à devenir pérennes [28-30].

• **L'architecture de l'arbre**

Le fonctionnement strictement monopodial de certaines espèces explique en partie leur difficulté à résorber les fourches issues d'accidents survenus sur la flèche. Chez des espèces telles que *Fraxinus excelsior* et *Prunus avium*, certaines fourches accidentelles pourront se résorber, mais d'autres, souvent, subsisteront [31,32].

• **L'essence**

Chez les espèces à bourgeons opposés (comme *Acer spp.*, *Aesculus spp.*, *Fraxinus spp.*), les relais provoqués par accident apparaissent par paires en formant des fourches souvent pérennes.

Approche bio-mécanique des écorces incluses

Parmi les types de fourches évoqués ci-dessus, les fourches accidentelles sont les plus susceptibles de développer une écorce incluse, les rendant plus sensibles à l'échec. Ceci est bien connu des professionnels et, les inclusions d'écorce étant considérées comme mécaniquement fragiles, leur présence ne semble pas souhaitable sur les arbres d'ornement. Toutefois, il convient de nuancer cela, car dans de nombreux cas, les fourches à écorce incluse peuvent compenser leur manque initial de bois axillaire en renforçant leur enfourchement par des renflements. Certaines espèces sont plus enclines que d'autres à produire des fourches à écorce incluse, comme par exemple : *Fagus sylvatica*, *Populus spp.*, *Robinia pseudoacacia*, *Salix spp.*, *Tilia tomentosa*. Pourtant, et malgré cette tendance, ces espèces parviennent à donner des arbres grands et robustes. En définitive, y a-t-il des fourches à écorce incluse aussi fragiles que nous avons tendance à le penser ?

Les fourches à écorce incluse apparaissent souvent en cas d'absence de contraintes dynamiques et statiques adéquates.

Slater [33] souligne le rôle fondamental que jouent la mécanosensibilité et la thigmomorphogenèse dans le renforcement des insertions et des enfourchements. Le terme « thigmomorphogenèse » a été introduit par Jaffe [34], à partir du mot grec *thigmo* (toucher), pour désigner la réponse des plantes aux stimuli mécaniques.

Les recherches sur la mécanosensibilité et la thigmomorphogenèse, tant en biomécanique qu'en mécanobiologie [35], peuvent sembler récentes en arboriculture. Pourtant, il y a plus de 200 ans, en 1801, Knight entreprit une série d'expériences de tuteurage de jeunes arbres, ouvrant ainsi un vaste et fascinant champ d'observations [36]. Les premières concernant le manque de bois de réaction préjudiciable aux arbres et dû au tuteurage ont été rapportées par Knight : « Le tuteurage ou le maintien par des haubans du tronc d'un arbre peut empêcher le balancement induit par le vent et supprimer la réaction thigmomorphogénétique du tronc » ([37], se rapportant aux recherches de Knight).

Au cours des siècles suivants, les observations de Knight ont inspiré, dans le champ des recherches sur la mécanoperception, de très nombreuses expériences, sollicitant artificiellement les axes pour induire des réactions thigmomorphogénétiques chez les plantes. De nouvelles observations sur la thigmomorphogenèse due au vent ont été décrites par Metzger en 1893, et leurs interprétations mathématiques ont évolué vers « l'axiome de la contrainte constante », aujourd'hui très discuté [38-43]. Bien avant Knight et Metzger, plus de 300 ans avant notre ère, Théophraste, le père de la botanique, avait déjà identifié la thigmomorphogenèse. Il avait observé que les arbres soumis à des vents constants ralentissaient leur croissance, tandis que ceux poussant dans des environnements sans vent s'élevaient davantage [37,44]. Aujourd'hui, nous savons que même les branches et les rameaux les plus fins jouent un rôle crucial en amortissant les oscillations induites par le vent, en dissipant l'énergie éolienne et en entraînant des stimuli mécanosensoriels importants, entraînant la réponse thigmomorphogénétique nécessaire pour renforcer les jonctions de branches [45].

Selon des travaux récents, les écorces incluses se forment rarement dès la naissance d'une fourche, mais proviennent d'un manque de mouvement et de contrainte mécanique à l'enfourchement, conduisant à un manque de réponse thigmomorphogénétique [46]. Ceci se produit lorsque les éléments d'une fourche sont immobilisés par des haubanages naturels de différents types (tableau 1).

Dix types différents de haubanages naturels sont actuel-

Tableau 1 : Corrélation entre l'existence d'un haubanage naturel au-dessus d'une fourche et la présence d'écorce incluse. Observations réalisées sur 621 feuillus [43].

	Fourches sans écorce incluse	Fourches avec écorce incluse
Avec haubanage naturel	15 (5%)	232 (70%)
Sans haubanage naturel	274 (95%)	100 (30%)
Total	289	332

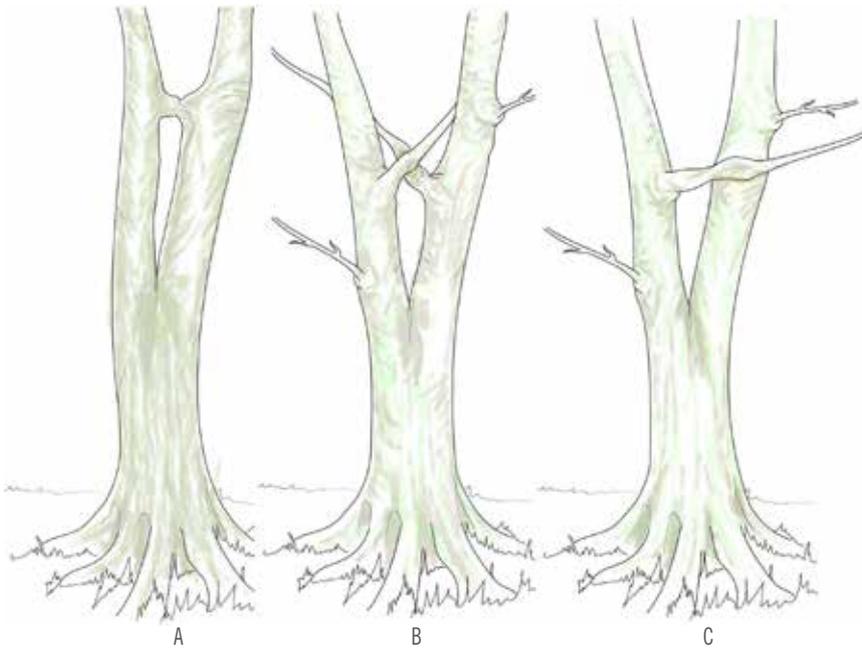


Figure 8 : Trois types courants de haubanages naturels pouvant entraîner des écorces incluses. A. Branche et tronc soudés (anastomose) ; B. Branches croisées ; C. Branche frottant sur le tronc.

lement identifiés comme responsables de la formation des écorces incluses :

1. Branches et troncs soudés (anastomose) ;
 2. Troncs entrelacés ;
 3. Branches entrelacées ;
 4. Branches croisées ;
 5. Branches frottant sur le tronc ;
 6. Rameaux enchevêtrés ;
 7. Troncs ou branches en appui ;
 8. Plantes ligneuses grimpantes jouant le rôle de haubans ;
 9. Haubanage complexe (avec des objets ou des arbres adjacents) ;
 10. Racines aériennes^[33,47].
- La figure 8 présente trois exemples de haubanages naturels situés

au-dessus d'une inclusion d'écorce.

Dans le cadre d'une expérience en cours au Myerscough College (Royaume-Uni), nous avons réussi à créer des écorces incluses sur de jeunes *Populus tremula* en utilisant du fil horticoles pour relier des douzaines de branches, prouvant ainsi que ce type de haubanage statique pouvait provoquer la formation d'écorces incluses (figure 9).

Ces nouvelles recherches démontrent qu'en cas de perte d'un haubanage naturel, la réponse thigmomorphogénétique conduit à la formation de

renflements à la base de l'inclusion, renforçant l'enfourchement s'il ne lâche pas (figure 10). Dans les premiers temps, il peut être fragile et susceptible de lâcher, mais le plus souvent, le développement de ces renflements renforce résistance, solidité et stabilité de l'enfourchement. Cette découverte contredit totalement l'ancienne « règle » selon laquelle, si une fourche à écorce incluse a de « grandes oreilles » ou présente un renflement important, elle est probablement fragile. Au contraire, lorsqu'on les examine, ces renflements sont formés de fibres de bois denses imbriquées les unes dans les autres et peuvent être considérés comme une croissance de compensation, ou une forme de « réparation » formée autour de la fourche affaiblie par l'inclusion. Combien de dizaines de milliers d'arbres ont été abattus en raison de cette vieille « règle », assimilant les gros renflements à des défauts, alors qu'aucune preuve scientifique n'a démontré cette prétendue fragilité ? La méthode VTA (*Visual Tree Assessment*, Analyse Visuelle de l'Arbre), élaborée par Mattheck et Breloer [48], indique que les renflements pointus, appelés « grandes oreilles », fragilisent l'enfourchement, tandis que les renflements arrondis, appelés « petites oreilles », sont plus sûrs. Malgré cette distinction, tous les renflements y sont néanmoins considérés, à tort, comme un facteur de fragilisation contenant une fissure transversale (nettement plus

Figure 9 : Inclusion provoquée par haubanage artificiel (fil horticoles) sur un jeune peuplier.



Figure 10 : Coupe transversale illustrant l'arrêt de l'activité cambiale dans la zone de rencontre des écorces à l'intérieur d'une fourche avec inclusion (ici, chez *Fraxinus excelsior*). Les deux cambiums fusionnent et la croissance secondaire commence à recouvrir les écorces incluses.



prononcée dans les renflements à « grandes oreilles ». Une autre erreur courante dans l'interprétation de ces phénomènes est d'ignorer le fait qu'une fourche est une structure en trois dimensions et que la partie supérieure de la fourche s'épaissit avec le temps en raison de la croissance secondaire. Le bois qui entoure une inclusion provient du renflement qui se forme à sa base et s'épaissit non seulement vers l'extérieur, mais également vers le haut. De plus, le modèle de « fourche de compression » appliqué aux fourches à écorce incluse proposé par Mattheck [39,41,49,50], qui voudrait que les axes issus de la fourche exercent une pression l'un contre l'autre en raison de leur accroissement en diamètre, ne concorde pas avec les récentes découvertes sur le haubanage naturel. Il n'y a pas de croissance interne progressive là où les écorces de l'inclusion entrent en contact. En réalité, c'est autour de l'inclusion que se produit la croissance accrue, et non pas entre les axes eux-mêmes (figure 11).

Synthèse

La fourche est un élément caractéristique des arbres. Elle peut être abordée selon différentes disciplines scientifiques : physiologie (fonctions de la fourche), architecture (dynamique de développement), anatomie (analyse du bois), biomécanique (oscillations induites par le vent, contraintes mécaniques dynamiques et statiques) et écologie (allocation des ressources, traumatismes). Bien que la présente classification se limite aux fourches se formant sur le tronc, les branches latérales et les branches maîtresses du houppier peuvent également produire des fourches. Les six représentations ci-contre proposent une synthèse des types de fourches les plus courants évoqués précédemment. Toutefois, l'existence de fourches atypiques ne peut être exclue. Un simple suppléant vigoureux ou même une perte temporaire de dominance apicale peuvent, par exemple, produire une fourche et conduire à la polyarchie (figure 11, figure 12, figure 13, figure 14, figure 15 et figure 16).

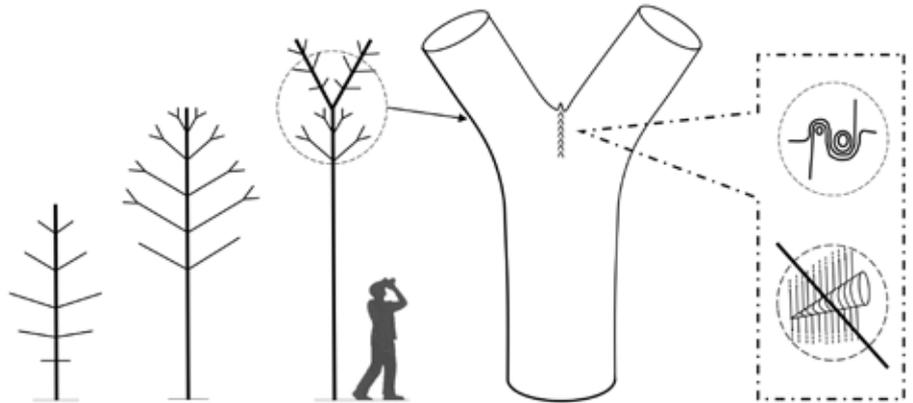


Figure 11 : Fourche maîtresse. Le passage de l'unité architecturale (à gauche) à la première fourche maîtresse est annoncé par l'apparition de plus en plus précoce de fourches sur les branches latérales. Comme l'indiquent les symboles encadrés, les axes d'une fourche maîtresse sont reliés par du bois axillaire dense et tortueux présent sous la ride de l'écorce, mais ne forment pas de nœud dans le tronc (absence de cône d'insertion classique). Dessin : Ch. Drénou.

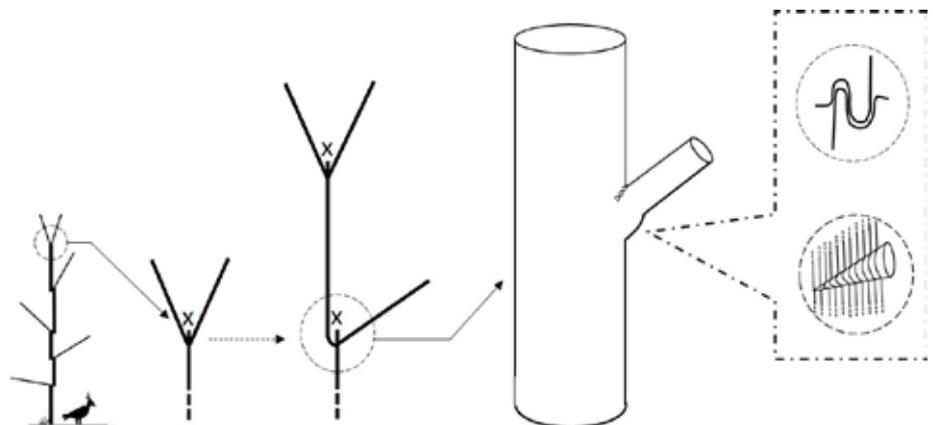


Figure 12 : Fourche récurrente. Les axes d'une fourche récurrente se différencient naturellement en deux ou trois années. Un d'entre eux prend le relais du tronc, tandis que les autres acquièrent le statut de branches. Celles-ci sont reliées au tronc par un double système d'attache (cône d'insertion et bois axillaire, symbolisés dans l'encart à droite). Dessin : Ch. Drénou.

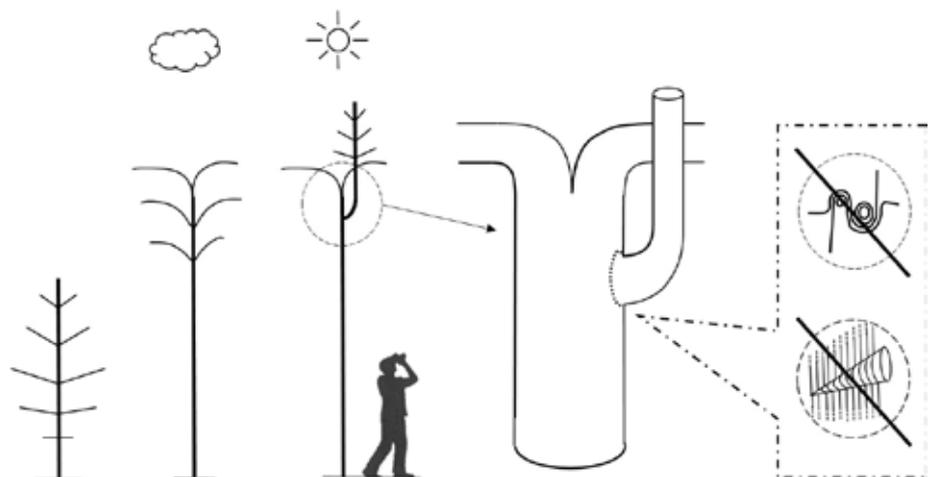


Figure 13 : Fourche d'attente. Quand les conditions de croissance sont défavorables (le nuage symbolise ici un manque de lumière), le jeune tronc cesse de grandir, fourche, forme une « table » et attend. Si l'accès aux ressources s'améliore (ici, lumière), l'arbre repart en produisant un suppléant orthotrope. Celui-ci, faiblement ancré au départ (pas de cône d'insertion, pas de bois axillaire, encart à droite), se consolidera avec le temps. Dessin : Ch. Drénou.

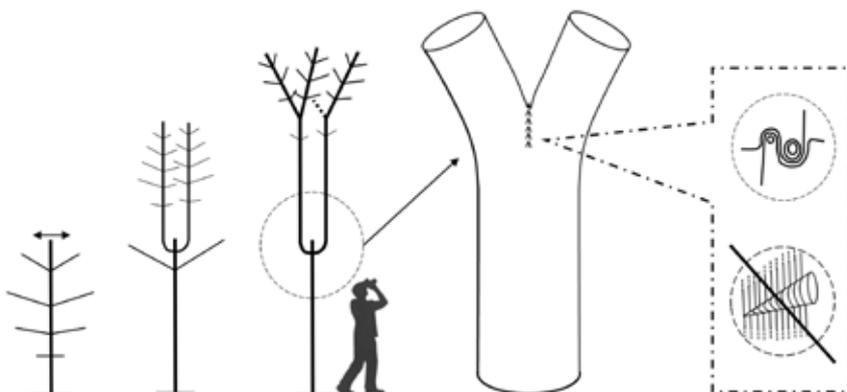


Figure 14 : Fourche accidentelle sans haubanage naturel. Qu'elle soit le résultat d'un redressement de branches existantes ou de la production de suppléants orthotropes, une fourche accidentelle ayant la liberté d'osciller au vent ne forme pas d'écorce incluse et devient aussi solide qu'une fourche maîtresse (absence de cône d'insertion, mais présence de bois axillaire sous la ride de l'écorce, encart à droite). Dessin : Ch. Drénou.

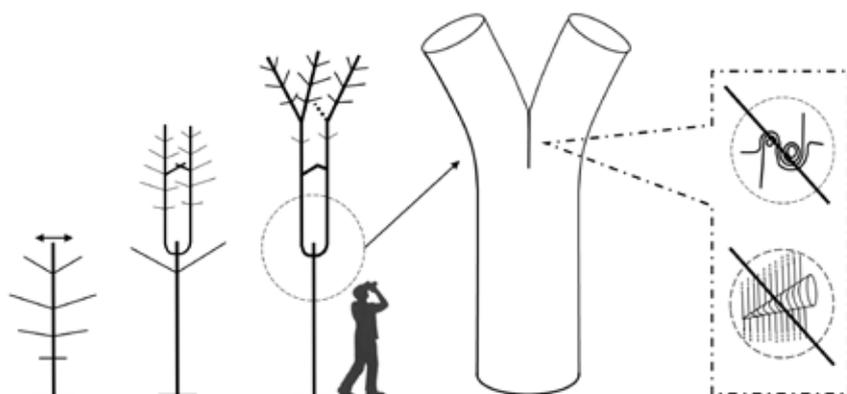


Figure 15 : Fourche accidentelle avec haubanage naturel. Notez les branches qui se croisent au-dessus de la fourche, et qui parfois se soudent. Elles forment un haubanage naturel empêchant la fourche d'osciller au vent et donc de se consolider. En conséquence, de l'écorce incluse se forme (pas de cône d'insertion, pas de bois axillaire, encart à droite). Dessin : Ch. Drénou.

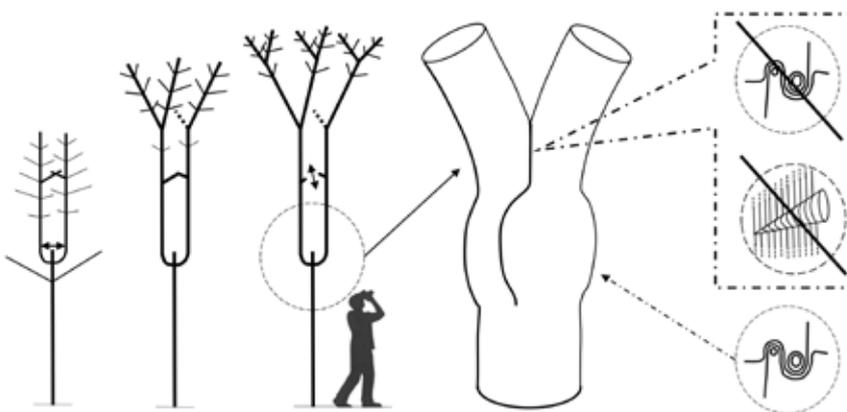


Figure 16 : Fourche accidentelle après rupture d'un haubanage naturel. Notez la double flèche verticale indiquant une rupture entre deux branches autrefois solidaires. Si la fourche, ayant formé de l'écorce incluse quand elle était haubanée, ne casse pas, elle se consolidera en produisant un renflement ligneux caractéristique (pas de cône d'insertion ni de bois axillaire au niveau de l'écorce incluse, mais bois axillaire en forte concentration dans le renflement ligneux, encart à droite). Dessin : Ch. Drénou.

La gestion des fourches

Ces nouvelles découvertes sur les fourches nous poussent à reconsidérer nos pratiques actuelles en matière d'élagage, d'évaluation des risques, de haubanage et de soutien structurel des

arbres (tableau 2 ci-contre). En ce qui concerne la taille de formation, nous ne devrions pas nous précipiter pour nous débarrasser compulsivement des fourches. Il peut s'agir d'une fourche récurrente, selon les essences, ou d'une fourche maîtresse. Il est préférable de ne pas toucher aux fourches récurrentes. Perturber ce mode de

développement provoque l'interruption d'un processus que l'arbre cherchera à rétablir. Bien que ces fourches disparaissent naturellement avec le temps, des facteurs exogènes peuvent conduire une fourche récurrente à se maintenir et à devenir pérenne. Dans ce dernier cas, ou dans celui d'une fourche maîtresse, si la hauteur

atteinte par la fourche est adaptée à l'objectif, il n'est souvent pas nécessaire d'intervenir.

Même si les fourches d'attente sont associées à un manque de lumière, le stress intense dû à la transplantation peut entraîner une fourche d'attente, même en pleine lumière. Toute intervention d'élagage sur cette situation d'attente risque d'être préjudiciable à l'arbre.

Les fourches accidentelles ne sont pas nécessairement moins bien adaptées que les autres fourches, bien qu'elles puissent avoir une probabilité plus élevée de produire des écorces incluses en raison de la verticalité des axes qui en sont issus et de l'angle très aigu de la fourche. Dans ce cas en effet, les axes, très proches les uns des autres, peuvent être sujets au développement de haubanages naturels compromettant le processus de thigmomorphogenèse et empêchant par conséquent la formation de bois axillaire de renforcement au niveau de la fourche.

En revanche, les fourches maîtresses, les fourches récurrentes et les fourches d'attente ont moins de chances de produire de l'écorce incluse, puisque les tiges issues d'une fourche explorent, indépendamment, l'espace latéral verticalement et obliquement, généralement sans conflit ni concurrence. Les axes, alors plus distants les uns des autres que dans les fourches accidentelles, partagent la dominance apicale sans se la disputer et la probabilité de formation de haubanages naturels est nettement plus faible.

Nous pouvons intervenir en taillant ou en supprimant les branches situées au-dessus d'une fourche et semblant prédisposées à former des haubanages naturels, puis surveiller l'évolution par des inspections régulières. Ainsi, les axes en formation ne seront pas entravés et continueront à « faire de l'exercice », ce qui stimulera la croissance du bois axillaire au niveau de la fourche. De même, s'il existe déjà des inclusions établies dans la structure

principale, nous pouvons sans doute les gérer en intervenant dans l'arbre tant qu'il est encore jeune, et devancer ainsi d'éventuelles complications à venir. Mais lors de l'élagage d'arbres adultes et matures qui ont déjà développé une importante inclusion d'écorce, et si nous sommes en présence d'un haubanage naturel au-dessus de la fourche, il peut être désastreux de le supprimer. Cela augmenterait considérablement le risque de rupture de cette fourche déjà fragilisée et incapable de supporter les contraintes ordinaires du vent.

Si une fourche à écorce incluse perd son haubanage naturel, ce qui peut se produire pour diverses raisons (élagage artificiel, élagage naturel, mortalité, rupture accidentelle, etc.), une évaluation des risques liés à cette structure fragilisée devra être menée pour déterminer un plan d'action approprié. Pour ce faire, plusieurs questions devront être examinées : depuis combien de temps le haubanage naturel est-il absent ? Y a-t-il eu formation récente

Tableau 2 : Recommandations pratiques pour la Gestion des Fourches

Type de fourche	Taille
Fourche maîtresse	Taille facultative. Appropriée si la hauteur de la fourche, donc celle du tronc, est inférieure à l'objectif fixé.
Fourche récurrente	Taille inutile. Sauf si une fourche récurrente semble persister au-delà de 3 années d'existence en-dessous de la hauteur de tronc souhaitée.
Fourche d'attente	Taille néfaste. Attendre, ou agir pour améliorer les conditions du milieu (lumière sol, etc.).
Fourche accidentelle sans haubanage naturel	Taille facultative. Appropriée si la hauteur de la fourche ne correspond pas à la forme d'arbre souhaitée.
Fourche accidentelle avec haubanage naturel	Taille souhaitable tant que les axes concernés sont de petit diamètre (5 à 10 cm maximum selon l'espèce). Au-delà, ne pas intervenir et, surtout, ne pas couper les haubanages naturels.
Fourche accidentelle après rupture d'un haubanage naturel	Évaluation du risque nécessaire.

de bois axillaire ? Faut-il compenser la disparition du soutien naturel par un haubanage dynamique ?

En ce qui concerne le haubanage et le soutien structurel des arbres, et considérant l'influence avérée des haubanages naturels dans la formation des inclusions, la mise en place de dispositifs statiques afin de « renforcer » les axes aura un effet similaire au haubanage naturel. Une telle intervention peut considérablement compromettre la capacité de l'arbre à amortir les oscillations et à dissiper l'énergie du vent, stimuli mécaniques pourtant indispensables au déclenchement d'une réponse thigmomorphogénétique adéquate qui renforcera les enfourchements en formant du bois axillaire. Il sera préférable de placer des haubans dynamiques détendus sur les arbres qui requièrent un soutien artificiel. À l'instar des haubanages naturels, lorsque des axes adjacents font face aux vents dominants, ils peuvent former un brise-vent naturel pour d'autres axes, empêchant les enfourchements de « s'exercer » de façon adéquate. Il conviendra d'accorder une attention particulière à la suppression de ces brise-vent naturels, qui pourrait modifier l'exposition au vent et entraîner des contraintes inhabituelles sur des enfourchements manquant de « pratique ». Un changement soudain du niveau d'exposition de l'arbre entier au vent fera également augmenter (au moins temporairement) la probabilité d'un échec au niveau des autres fourches, des branches, du tronc ou des racines. Même si, lors d'une tempête, les arbres peuvent souffrir de contraintes de vent inhabituelles provenant de directions imprévisibles, les vents dominants habituels les rendent résistants, solides et stables^[51-54], en renforçant leur collet et leurs enfourchements par thigmomorphogénèse. Si l'on se réfère aux recherches de Knight^[36], qui constituent le point de départ de l'approche anatomique et biomécanique actuelle des fourches que nous venons de présenter, les jeunes arbres transplantés qui sont tuteurés trop haut subissent des effets similaires à ceux des arbres présentant un haubanage naturel. Plus l'arbre est tuteuré bas, mieux le tronc peut se balancer. Il est préférable de ne pas tuteurer ni immobiliser l'arbre avec un système de soutien rigide, mais de permettre autant que possible les mouvements naturels du tronc. De même, pour qu'une fourche se développe solidement, il lui faudra s'exposer à des contraintes régulières et sans entrave.

Références bibliographiques

1. Matheny NP, Clark JR (1994) A photographic guide to the evaluation of hazard trees in urban areas. International Society of Arboriculture, Urbana, USA.
2. Kraft G (1884) Beiträge zur lehre von den durchforstungen, schlagstellungen und lichtungshieben. Klindworth.
3. Assmann E (1970) The principles of forest yield study. Pergamon Press.
4. Brown CL (1971) Growth and Form, Ch. III. In: Zimmerman MH, Brown CL, Trees: Structure and function. Springer-Verlag, New York, USA.
5. Kozłowski TT (1964) Shoot growth in woody plants. The Botanical Review 30: 335-392.
6. Kozłowski TT (1971) Growth and development of trees; Vol 1. Seed Germination, Ontogeny and Shoot Growth.
7. Brown CL, McAlpine RG, Kormanik PP (1967) Apical dominance and form in woody plants: A reappraisal. American Journal of Botany 54: 153-162.
8. Zimmerman MH, Brown CL (1971) Trees: Structure and function. Springer-Verlag, New York, USA.
9. Slater D, Bradley RS, Withers PJ, et al. (2014) The anatomy and grain pattern in forks of hazel (*Corylus avellana* L.) and other tree species. Trees 28: 1437-1448.
10. Lilly SJ (2010) Arborists' certification study guide. International Society of Arboriculture, Champaign, IL.
11. Shigo AL (1985) How tree branches are attached to trunks. Canadian Journal of Botany 63: 1391-1401.
12. Priestley JH, Li Scott (1936) A note upon summer wood production in the tree. Proc Leeds Phil Lit Soc 3: 235-248.
13. Neely D (1991) Water transport at stem-branch junctures in woody angiosperms. J Arboric 17: 285-290.
14. Slater D, Harbinson C (2010) Towards a new model of branch attachment. Arboricultural Journal 33: 95-105.
15. Slater D (2015) The anatomy and biomechanical properties of bifurcations in Hazel (*Corylus avellana* L.) (Doctoral thesis, The University of Manchester, United Kingdom).
16. Nicolini E, Y Caraglio (1994) L'influence de divers caractères architecturaux sur l'apparition de la fourche chez le hêtre, en fonction de l'absence ou de la présence d'un couvert. In: J Bouchon, Architecture des arbres fruitiers et forestiers, les colloques INRA, No. 74, 273-287.
17. Drénou C (1996) Les fourches: Un problème de taille. Forêt Entreprise 108: 43-47.
18. Nicolini E (1997) Approche morphologique du développement du hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier.
19. Goethe JW von (1790) The metamorphosis of plants. MIT Press.
20. Hallé F, Ng FSP (1981) Crown construction in mature Dipterocarp trees. Malaysian Forester 44: 222-233.
21. Édélin C (1984) L'architecture monopodiale. L'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Thèse, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
22. Barthélémy D, S Sabatier, O Pascal (1995) Le développement architectural du noyer commun. Forêt Entreprise 103: 61-68.
23. Nicolini E, Chanson B, Bonne F (2001) Stem growth and epicormic branch formation in understorey beech trees (*Fagus sylvatica* L.). Annals of botany 87: 737-750.
24. Drénou C, Caraglio Y (2019) Parlez-vous Archi: les principales définitions de la méthode Archi. Forêt Entreprise 246: 28-35.
25. Édélin C (1977) Images de l'architecture des conifères. Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
26. Barthélémy D, Édélin C, Hallé F (1989) Architectural concepts for tropical trees. In: LB Holm-Nielsen, IC Nielsen et H Balslev, Tropical forests. Botanical dynamics, speciation and diversity. Academic Press, London.
27. Sabatier S, D Barthélémy (1995) Architecture du cèdre de l'Atlas. In: J Bouchon, Architecture des arbres fruitiers et forestiers, les colloques INRA, No 74, 157-173
28. Loup C (1990) Le développement architectural du pin maritime. In: CR Sém. ASMA, Montpellier, février, 35-54.
29. Drénou C (1994) Approche architecturale de la sénescence des arbres. Le cas de quelques angiospermes tempérées et boréales. Thèse, Université de Montpellier II, Montpellier.
30. Bastien C, JC Bastien, E Bujon (1995) Recherche de prédicteurs précoces de la fourchaison chez le Douglas. In: J Bouchon, Architecture des arbres fruitiers et forestiers, les colloques INRA, No 74, 297-303.
31. Armand G (1995) Feuillus précieux. IDF, Paris, France, 112.
32. Duflo H (1995) Le frêne en liberté. IDF, Paris, France, 192.
33. Slater D (2018a) Natural bracing in trees: Management recommendations. Arboricultural Journal 40: 106-133.
34. Jaffe MJ (1973) Thigmomorphogenesis: The response of plant growth and development to mechanical stimulation. Planta 114: 143-157.
35. Moulia B (2013) Plant biomechanics and mechanobiology are convergent paths to flourishing interdisciplinary research. Journal of experimental botany 64: 4617-4633.
36. Knight TA (1803) XI. Account of some experiments on the descent of the sap in trees. In a letter from Thomas Andrew Knight, Esq. to the Right Hon. Sir Joseph Banks, Bart. KBPR S. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 277-289.
37. Telewski FW (2012) Is windswept tree growth negative thigmotropism? Plant science 184: 20-28.
38. Metzger K (1893) Der Wind als maßgeblicher Faktor für das Wachstum der Bäume. Mind Forst Heft 3: 35-86.
39. Mattheck C, Breloer H (1994b) The body language of trees: A handbook for failure analysis. HMSO Publications Centre.
40. Mattheck C (1997) Wood - the internal optimization of trees. Springer, Berlin Heidelberg, New York.
41. Mattheck C (1998) Design in nature - learning from trees. Springer, Berlin Heidelberg, New York.
42. Niklas KJ, Spatz HC (2000) Wind-induced stresses in cherry trees: Evidence against the hypothesis of constant stress levels. Trees 14: 230-237.
43. Slater D (2016a) An argument against the axiom of uniform stress being applicable to trees. Arboricultural Journal 38: 143-164.
44. Jaffe MJ, Forbes S (1993) Thigmomorphogenesis: The effect of mechanical perturbation on plants. Plant Growth Regulation 12: 313-324.
45. Fournier M, Bonnesoeur V, Deleuze C, et al. (2015) Pas de vent, pas de bois. L'apport de la biomécanique des arbres pour comprendre la croissance puis la vulnérabilité aux vents forts des peuplements forestiers. Revue Forestière Française.
46. Slater D (2018b) The association between natural braces and the development of bark-included junctions in trees. Arboricultural Journal 40: 16-38.
47. Slater D (2016b) Assessment of tree forks: Assessment of junctions for risk management. Arboricultural Association.
48. Mattheck C, Breloer H (1994a) Field guide for visual tree assessment (VTA). Arboricultural Journal 18: 1-23.
49. Mattheck C, Vorberg U (1991) The biomechanics of tree fork design. Botanica acta 104: 399-404.
50. Mattheck C (1991) Trees: The mechanical design. Springer Science & Business Media.
51. Drénou C (2019) Face aux arbres : Apprendre à les observer pour les comprendre. Les Éditions Ulmer, Paris.
52. Kramer EM, Borkowski MH (2004) Wood grain patterns at branch junctions: modeling and implications. Trees 18: 493-500.
53. Hallé F, Oldeman RAA (1970) Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson et Cie, Paris.
54. Hallé F, Oldeman RAA (1975) An essay on the architecture and dynamics of growth of tropical trees. Kuala Lumpur: Penerbit Universiti Malaya.